

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОЦЕНКА ТИПОВ ГИСТОХИМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ МЫШЦ КРЫЛА НЕКОТОРЫХ PHASIANIDAE

Известно, что скелетная мускулатура позвоночных состоит из мышечных волокон трех гистохимических типов, которые различаются специфичностью ферментных систем, приспособленных к метаболизму различных энергетических источников (George, Naik, 1958, 1959a, b; George and Talesara, 1961; Stein and Padykula, 1962; Ogata and Mori, 1964; George, Berger, 1966).

Различный тип строения мышц свидетельствует о существовании различных моделей сокращения мускула как органа. Так, преобладание

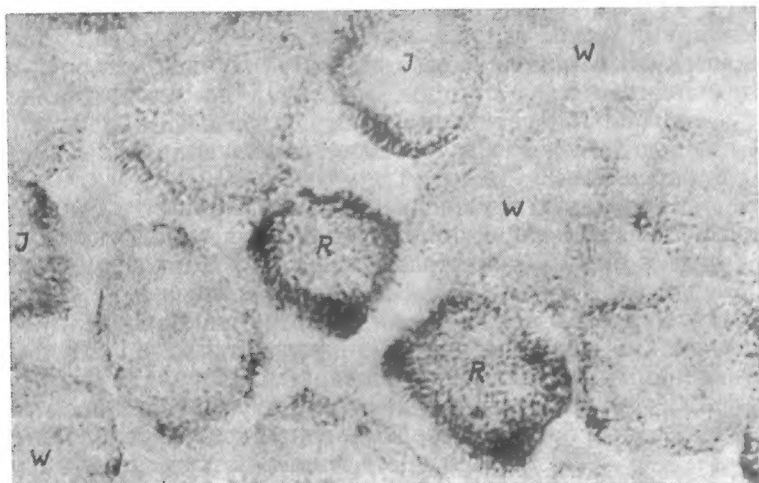


Рис. 1. Поперечный срез *m. flexor digitorum profundus* фазана (окраска по Нахласу, $\times 200$).

в смешанном мускуле белых мышечных волокон (тип W*) указывает на его резкие, быстрые, однако непродолжительные движения. В мышцах, у которых быстрое и резкое сокращение становится более частым и устойчивым, белые (W) волокна заменяются промежуточными (I) волокнами (Джордж, Бергер, 1966). Развитие и преобладание в мускуле R-волокон следует рассматривать как адаптацию к устойчивой (продолжительной) мышечной активности, сопровождающуюся сменой метаболических ферментов в связи с использованием вместо гликогена жира как основного энергетического материала.

Особо интересен установленный на примере *m. pectoralis* птиц (Chipoу and George, 1965) факт генетической обусловленности гистохимических различий мышечных волокон, которые формируются в эмбриональном периоде до наступления специализированной активности мускула. В связи с этим исследование гистохимической структуры мышц

* Начальные буквы английских слов.

Содержание волокон различных типов (%) в мышцах крыла и гистохимический тип мышц

Мышца	Фазан				Перепел			
	Содержание волокон			Гистохимический тип	Содержание волокон			Гистохимический тип
	R	W	I		R	W	I	
<i>M. pectoralis</i>	12,80	70,99	16,21	WIR	76,61	18,84	4,55	RWI
<i>M. supracoracoideus</i>	15,05	68,53	16,42	WIR	71,01	26,44	2,55	RWI
<i>M. latissimus dorsi anterior</i>	46,08	—	53,92	IR	90,27	—	9,73	RI
<i>M. latissimus dorsi posterior</i>	14,08	72,68	13,24	WRI	32,16	37,20	30,64	WRI
<i>M. rhomboideus superficialis</i>	31,63	64,05	4,38	WRI	37,66	45,52	16,82	WRI
<i>M. scapulo-humeralis posterior</i>	23,96	59,68	16,36	WRI	38,17	42,18	19,65	WRI
<i>M. triceps humeri</i>	27,34	59,48	13,18	WRI	40,27	52,22	7,51	WRI
<i>M. triceps scapule</i>	30,61	59,09	10,30	WRI	42,47	48,43	9,10	WRI
<i>M. biceps brachii</i>								
длинная головка	27,46	16,55	55,99	IRW	37,80	32,38	29,82	RWI
короткая головка	4,21	62,46	33,31	WIR	35,08	41,79	23,13	WRI
<i>M. flexor digitorum profundus</i>	26,25	54,37	19,38	WRI	67,47	27,26	5,27	RWI
<i>M. entepicondylar-ularis</i>	49,79	37,12	13,09	RWI	31,12	52,30	16,58	WRI
<i>M. flexor carpi ulnaris</i>	15,79	74,84	9,37	WRI	42,43	45,05	12,15	WRI
<i>M. interosseus palmaris</i>	45,56	41,60	12,84	RWI	48,66	38,06	13,28	RWI
<i>M. extensor metacarpi radialis</i>	20,88	40,66	38,46	WIR	63,25	23,68	13,07	RWI
<i>M. pronator superficialis</i>	25,44	55,62	18,94	WRI	35,91	53,28	10,81	WRI
<i>M. extensor metacarpi radialis</i>								
вентральная (короткая) головка	12,65	70,07	17,28	WIR	46,28	36,17	17,55	RWI
дорсальная (длинная) головка	29,11	11,25	59,64	IRW	78,22	11,19	10,59	RWI

следует рассматривать как необходимый элемент изучения морфологических и функциональных особенностей скелетной мускулатуры птиц.

Для определения специфичности ферментных систем и соответствующих типов волокон нами использована схема общей зависимости активности ферментов от активности сукцинатдегидрогеназы (Джордж, Бергер, 1966). Активность сукцинатдегидрогеназы определялась по методу Нахласа на поперечных срезах мышц толщиной 20—40 мкм. Соотношение волокон различных типов определяли у фазанов (*Phasianus colchicus*) и японских перепелов (*Coturnix japonica*) путем подсчета количества мышечных волокон каждого типа на 1 мм² среза в произвольно выбранных участках (5—15) мышц. Установлено, что все исследованные мышцы имеют смешанное строение, т. е. включают красные (R), белые (W) и промежуточные (I) волокна (рис. 1) в различных пропорциях. Исключение составляет *m. latissimus dorsi anterior*, который содержит у обоих видов только R и I-волокна.

Исходя из преобладания волокон того или иного типа в составе мускула нами выделены 6 гистохимических типов мышц, объединяемые в три группы: красные смешанные (IRW*, RWI), белые смешанные (WIR, WRI) и красные несмешанные (RI, IR) (таблица).

На основе определения гистохимического типа строения мускулов уточнены их функциональные характеристики. Так, различие гистохимических типов основных летательных мышц — *m. pectoralis* и *m. supra-*

* Группы названы в порядке убывания количества соответствующих волокон.

corascoideus (у фазана белые смешанные, а у перепела красные смешанные) (таблица) позволяет сделать вывод о генетически обусловленных способностях этих мышц к быстрым, но непродолжительным сокращениям у фазана и к менее быстрым, но значительно более устойчивым сокращениям у перепела. Благодаря этому перепел обладает адаптацией, позволяющей сочетать стремительный, но пологий взлет с полетом

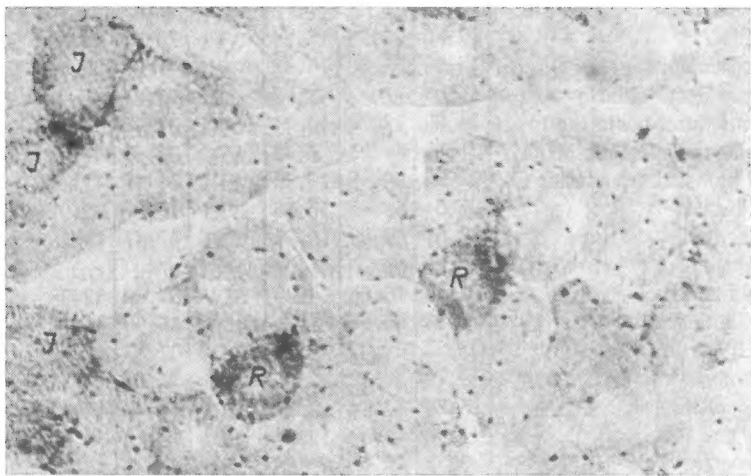


Рис. 2. Поперечный срез *m. extensor metacarpi radialis* фазана. Мышечные пучки белого смешанного типа имеют уплощенную форму и содержат небольшое количество R и I-волокон (окраска по Нахласу, $\times 180$).

на значительные расстояния (до нескольких сот километров во время перелетов), в отличие от фазана, способного к взрывному взлету «свежей» и непродолжительному полету.

Длинные головки *m. biceps brachii* и *m. extensor metacarpi radialis* перепела и фазана имеют красный смешанный тип строения, а в коротких головках этих же мышц резко увеличено содержание W-волокон (таблица, рис. 2). Из этого следует, что длинные двусуставные головки мышц приспособлены к более продолжительной мышечной работе. Так, длинная головка *m. biceps brachii* может участвовать в фиксации плечевой кости (в плечевом суставе) и предохранять ее от излишнего отведения назад и вверх. Этому способствует и срастание проксимального сухожилия *m. biceps brachii* с *ligamentum acrocoraco-humeralis*.

В осуществлении сопряженных движений в локтевом и кистевом суставах и фиксации распростертого крыла принимает участие двусуставная головка *m. extensor metacarpi radialis*. Сокращения коротких головок *m. biceps brachii* и *m. extensor metacarpi radialis* быстрые и резкие, однако обе головки быстро утомляемы. Следовательно их функциональная роль, учитывая анатомические особенности, заключается в осуществлении соответственно быстрых движений приведения (в локтевом суставе) и отведения (в кистевом суставе). Потребность в этом возникает во время интенсивных машущих движений крыла (взлет), сопровождающихся изменениями площади крыла (уменьшение в начале фазы подъема крыла вверх и увеличение в начале фазы опускания крыла вниз). Следует отметить, что в коротких головках *m. biceps brachii* и *m. extensor metacarpi radialis* фазана W-волокна составляют абсолютное большинство (соответственно 62,46 и 70,07%). Здесь прослеживается

ся взаимосвязь увеличения содержания W-волокон в односуставных мышцах, которые обеспечивают взмахи крыла и изменение его площади, с приспособленностью к интенсивному машущему полету небольшой продолжительности. Последний характерен для стремительного взлета фазана из зарослей, сопровождающегося, по данным анализа результатов киносъемки, 8—21 взмахами в секунду с углом взмаха близким

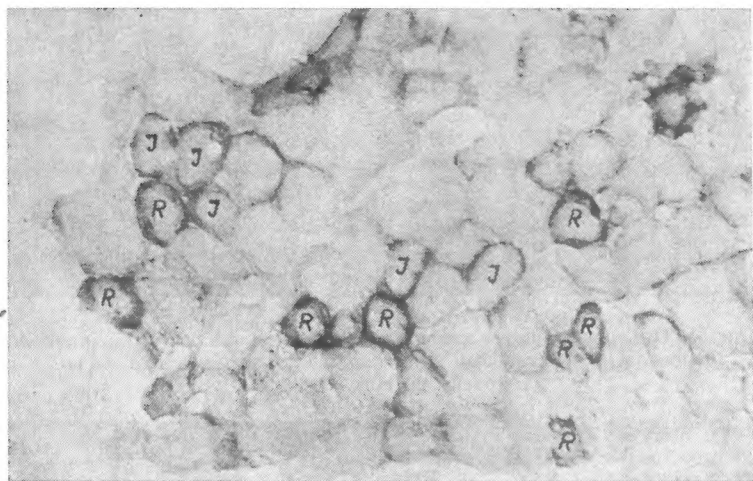


Рис. 3. Поперечный срез *m. latissimus dorsi posterior* фазана. Мышечные пучки белого смешанного типа содержат небольшое количество R и I-волокон (окраска по Нахласу, $\times 80$).

к 160° . Такой полет быстро утомляет птицу, которая сразу же переходит на планирование, чередующееся с непродолжительными взмахами крыльев. Необходимо также отметить, что у фазана отсутствуют другие (переходные) возможности увеличения высоты полета, о чем свидетельствуют наблюдения за его полетом в условиях высотных препятствий.

M. latissimus dorsi posterior белый смешанный у обоих видов (рис. 3), но у фазана содержание в нем W-волокон значительно больше (72,68%), чем у перепела (37,20%). У курообразных этот мускул изменил место дистального прикрепления и сращен с вентральным апоневрозом *m. triceps scapulae* в области его проксимальной трети, вследствие чего при сокращении он оттягивает трехглавую мышцу назад и медиально, усиливая ее разгибательный эффект. Тем самым возникает возможность для быстрого, но непродолжительного усилия и увеличения амплитуды разгибательного действия *m. triceps scapulae* на локтевую кость, необходимого при неэкономичном машущем полете с большой амплитудой и частотой взмахов.

Наряду с этим нами отмечены топографические гистохимические различия строения одного и того же мускула, т. е. неравномерное распределение волокон каждого из трех типов во всех отделах мускула. Так, вентральная поверхность *m. pectoralis* фазана и перепела представлена преимущественно белыми волокнами (рис. 4). Однако в дорсальном направлении в мускуле увеличивается количество R и I-волокон, которые у перепела образуют широкие пучки, окруженные одним — двумя рядами W-волокон (рис. 5). На расстоянии 2—3 мм от вентральной поверхности *m. pectoralis* перепела преобладают R-волокна.

На основе детального анализа гистохимического строения *m. pectoralis* можно сделать следующее заключение. Вентральная (поверх-

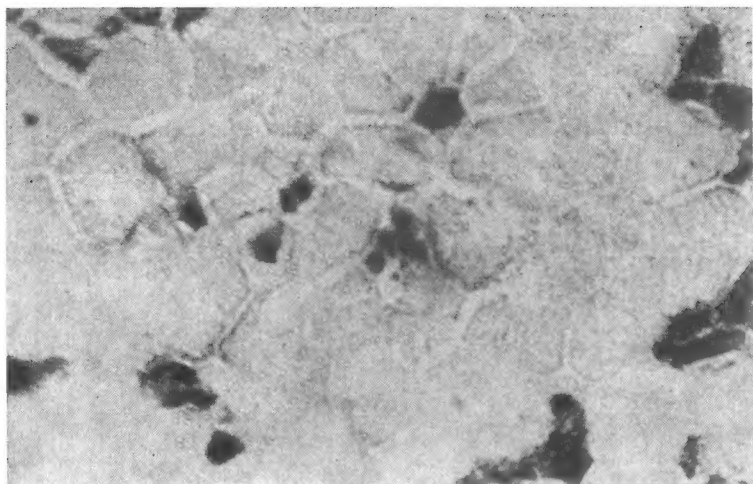


Рис. 4. Поперечный срез поверхностного слоя *m. pectoralis* японского перепела. В мышечном пучке преобладают толстые W-волокна (окраска по Нахласу, $\times 200$).

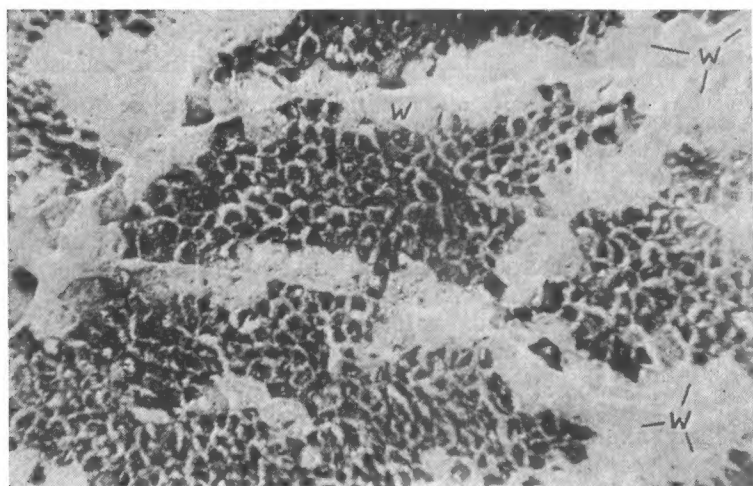


Рис. 5. Поперечный срез глубокого слоя *m. pectoralis* японского перепела. Мышечные пучки состоят преимущественно из тонких R-волокон, толстые W-волокна образуют в основном периферическую зону (окраска по Нахласу, $\times 80$).

ностная) часть *m. pectoralis* состоит преимущественно из длинных W-волокон, сокращение которых ведет к движению плечевой кости вниз с наибольшей амплитудой. Необходимость в этом возникает при взлете и увеличении высоты полета, требующими максимального увеличения частоты и угла взмахов крыла. Глубокую (расположенную дорсальнее) часть *m. pectoralis* составляют преимущественно короткие R-волокна, которые в состоянии обеспечить устойчивый полет со значительно меньшей амплитудой и частотой взмахов крыла, или фиксацию крыла при планировании.

SUMMARY

Muscles of the shoulder girdle and free extremity in *Phasianus colchicus* and *Coturnix japonica* are of mixed structure and include R (red), W (white) and I (intermediate) fibres. Taking into account a quantitative ratio of these fibres in muscle composition 6 histochemical muscle types are distinguished corresponding to different models of muscles contraction as organs. The results of analysis of histochemical structure of muscles permit their functional potentialities to be specified and characteristic features of flying qualities and types of flight in the bird species under study to be explained.

ЛИТЕРАТУРА

- George I. C., Naik R. M. The relative distribution and chemical nature of the fuel store of the two types of fibers in the pectoralis major muscle of the pigeon.— *Nature*, 1958, 181, p. 709—710.
- George I. C., Naik R. M. Studies on the structure and physiology of the flight muscle of birds. 4. Observations on the fiber architecture of the pectoralis major muscle of the pigeon — *Biol. Bull.*, 1959a, 116, p. 239—247.
- George I. C., Naik R. M. Studies on the structure and physiology of the flight muscles of birds. 5. Some histological and cytochemical observations on the structure of the pectoralis.— *Animal Morphol. Physiol.*, 1959b, 6, p. 16—23.
- George I. C., Talesara C. L. Histochemical observations on the succinic dehydrogenase and cytochrome oxidase activity in pigeon breast muscle.— *Quart. J. Microscop. Sci.*, 1961, 102, p. 131—141.
- Stein I. M., Padykula H. A. Histochemical classification of individual skeletal muscle fibers of the rat.— *Am. J. Anat.*, 1962, 110, p. 103—124.
- Ogata T., Mori H. Histochemical study of oxidative enzymes in vertebrate muscles.— *J. Histochem. Cytochem.*, 1964, 12, p. 171—182.
- George I. C., Berger A. I. *Avian myology*. Academic press New York and London, 1966.— 500 p.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
27.XII 1978 г.

УДК 595.422:541.43+591.461.1

И. С. Старовир

ГИСТОЛОГИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ КЛЕЩА *ANDROLAELAPS CASALIS* (GAMASOIDEA, PARASITIFORMES)

Вид *Androlaelaps casalis* чаще других встречается в гнездах мелких позвоночных. Экология, особенности питания и анатомия кишечника клещей изучались в лабораторных условиях (Мен-Ян-цунь, 1959; Виноградова, 1960). Однако до настоящего времени неясно, чем его пищеварительный аппарат отличается от такового свободноживущих хищных гамазовых клещей.

Целью нашего исследования было изучение морфологии кишечника *A. casalis* и функционально-морфологических изменений эпителиальных клеток в процессе переваривания пищи.

Материал и методика. Использовали клещей из лабораторной культуры, которые питались капельножидкой и подсохшей кровью кролика. Клещей содержали при постоянной влажности (80%), которая поддерживалась с помощью раствора хлористого натрия, и температуре (26° С).

Строение пищеварительной системы изучали прижизненно и на тотальных микропрепаратах. Для гистологического исследования брали молодых особей, которых фиксировали в растворах Буэна, Буэн — Аллена через различное время после кормления. Срезы толщиной 5—6 мкм